

西藏大花黄牡丹雄蕊瓣化研究初探

赵 凡,曾秀丽,张姗姗

(西藏自治区农牧科学院蔬菜研究所,西藏 拉萨 850000)

摘要:【目的】探寻西藏大花黄牡丹雄蕊瓣化的原因。【方法】对西藏大花黄牡丹雄蕊瓣化植和正常植株进行形态学观察,利用 RNA-seq 技术进行转录组分析,同时获得大量表达差异的 unigene 序列,通过 GO 和 KEGG 通路分析进行比对。【结果】西藏大花黄牡丹正常株与变异株在长枝长度上存在极显著性差异,在长枝茎粗上有显著性差异,在短枝长度和茎粗上没有显著性差异。GDSL esterase/lipase At1g54790、polygalacturonase-inhibiting protein 2 个基因参与雄蕊瓣化。【结论】最有可能的是 polygalacturonase-inhibiting protein 基因参与大花黄牡丹雄蕊瓣化。

关键词:西藏大花黄;牡丹;雄蕊瓣化;形态学;转录组

中图分类号:S685

文献标识码:A

Paeonia ludlowii in Tibet Stamens Disc Research

ZHAO Fan, ZENG Xiu-li, ZHANG Shan-shan

(Institute of Vegetables Research, TAAAS, Tibet Lhasa 850000, China)

Abstract:【Objective】The present paper aims to explore the causes of the stamenization of the stamens of *Paeonia ludlowii* in Tibet.【Method】Morphological observation of the stamens and normal plants of the buds of *Paeonia ludlowii* in Tibet was carried out. The transcriptome analysis was performed by RNA-seq technique, and a large number of unigene sequences with different expression were obtained. The comparison was performed by GO and KEGG pathway analysis.【Result】It was found that *Paeonia ludlowii* petal plants in Tibet were superior to normal plants in terms of crown width, long branches, short branches, stem diameter and number of flower buds. The growth of long and short branches was smaller than that of normal plants. GDSL esterase/lipase At1g54790, polygalacturonase-inhibiting protein 2 genes involved in stamen petalization.【Conclusion】It is the most likely that the polygalacturonase-inhibiting protein gene is involved in the stamenization of *Paeonia ludlowii*.

Key words:*Paeonia ludlowii* in Tibet; Stamen petal; Morphology; Transcriptome

被誉为“花中之王”的牡丹在长期的培育中已经成为世界上园艺化程度最高的花卉之一,在我国已有 1500 多年的园艺栽培历史。作为观赏植物,在牡丹的众多性状中,花型一直是一个重要的因素,它是由花瓣、雄蕊、雌蕊、萼片的形态数量变异及其排列组合决定的。从其应用角度而言,牡丹花型是其重要的观赏特征之一,直接影响到牡丹的观赏价值;从分类角度而言,花型分类是一种重要的分类方法,能够客观地反映牡丹品种的演进规律。重瓣程度的

高低无疑对它的观赏效果有着极大的影响,故而有必要研究其重瓣性瓣化机理,进一步改变其花型从而提高观赏性,2016 年,西藏自治区农科院蔬菜所牡丹课题组首次在拉萨驯化栽培的大花黄牡丹中发现了 2 株雄蕊瓣化后单花花瓣数量达到 28 瓣,雌蕊为 3~4 个的变异材料,而多年的野外调查发现大花黄牡丹的花瓣数量为 11~12,从未发现过重瓣变异植株。

转录组是特定组织细胞在某一发育阶段转录出来的所有 RNA 的集合。转录组研究能够从整体水平研究基因功能以及基因结构,揭示特定生物学过程以及疾病发生过程中的分子机理。转录组测序(RNA-Seq)是利用第 2 高通量测序技术进行 cDNA 测序,全面快速地获取某一物种特定器官或组织在某一特定器官或组织在某一状态下的几乎所有转录

收稿日期:2018-05-28

基金项目:西藏大花黄牡丹雄蕊瓣化的机理研究(2016-NK-09)

作者简介:赵 凡(1990-),男,主要从事桃和牡丹的育种工作,E-mail:974781274@qq.com。

本。随着后基因组的时代的到来,转录组学、蛋白质组学、代谢组学等各种组学相继出现,其中转录组学是率先发展起来以及应用最广泛的技术^[1]。遗传学中心法则表明,遗传信息在精密的调控下通过信使 5RNA (mRNA) 从 DNA 传递到蛋白质。因此,mRNA 被认为是 DNA 与蛋白质生物之间信息传递的媒介,而所有表达基因的身份以及其转录水平,一起被称作转录组^[2] (Transcriptome) 转录组是特定组织或细胞在某一发育阶段或功能状态下转录出来的所有 RNA 的总和,主要包括 mRNA 和非编码 RNA 的总和,主要包括非编码 RNA (non-codingRNA, ncRNA)^[3]。转录组研究是基因功能及结构研究的基础和出发点,了解转录组是解读基因组功能元件和揭示细胞及组织中分子组成所必需的,并且对理解机体发育和疾病具有重要的作用。事实上,大花黄牡丹雄蕊瓣化也是机体病变的过程,应用转录组学技术研究大花黄牡丹雄蕊瓣化将会是一个直接有效的方法。

因此本实验将从生态学和转录组 2 个方面找出导致大花黄牡丹雄蕊瓣化的因子。

1 材料与方法

1.1 试验地概况

本实验在西藏自治区农牧科学院蔬菜研究所园区大棚内开展。该实验基地的海拔为 3650 m,光照充足,紫外线强。雨季多集中在 6-9 月,土壤为沙壤土,保水保肥能力一般。

1.2 材料

从林芝已移栽到拉萨的六年生大花黄牡丹瓣化植株 2 棵,大花黄牡丹正常植株 3 棵、液氮罐、干冰、RNA 保存液、铝纸、游标卡尺、记号笔、标签、记录本。

1.3 方法

本实验采集正常株和变异株对照试验,在形态学上进行花部结构上的观察,选取花芽分化时期顶芽,制作石蜡切片,显微镜观察顶芽结构特征。在转录组方面进行 RNA 测序 unigene 的差异性分析。提取大花黄牡丹雄蕊瓣化群体和正常群体样本总

RNA,加接头,建库。然后利用 11umina HIseq2000 测序平台进行生物学分析及功能注释。两种材料转录组进行比较分析,鉴定雄蕊瓣化形成时期相关差异表达基因。

2 结果与分析

2.1 大黄牡丹正常株和变异株形态观察

从表 1 可知,通过 3 个时间的观察,记录大花黄牡丹正常株和变异株一些形态指标的观察,发现变异植株,从冠幅、长枝长、长枝茎粗、短枝长、短枝茎粗、花蕾数等方面的优势要强于正常株,分别高于正常株 0.32 m、0.40 m、0.41 cm、0.13 m、0.04 cm、3.5 个,然而在长短枝平均生长量上要弱于正常株 0.04 m,正常株与变异株在长枝长度上存在极显著性差异,在长枝茎粗上有显著性差异,在短枝长度和茎粗上没有显著性差异。

2.2 花芽分化不同时期^[4]的观察

2017 年 11 月 23 日开始,间隔 10 d 从正常和变异的大花黄牡丹植株上采集花芽,并在体式显微镜下进行观察,采集 4 次,于 2017 年 12 月 23 日结束。通过 4 次采集花芽的观察得出,正常花芽刚开始被四周的叶芽包围,且高度高于其中的花芽,到后面花芽生长的很快,叶芽和花芽的数量也不断增加。但叶芽的生长速度要弱于花芽,到后面花芽也高于叶芽;相比较而言,变异花芽从刚开始观察,其花芽就高于叶芽,到后面花芽和叶芽的高度差越来越远,同等时期花芽和叶芽都比正常株长得弱小,1 个混合芽中,花芽和叶芽生长速度的快慢、数量、高度差、或许是导致大花黄牡丹雄蕊瓣化的 1 个形态判断指标。

2.3 转录测序分析

2.3.1 样品采集 本实验于 2017 年 4 月 18 日、2017 年 5 月 10 日,2017 年 6 月 24 日,3 个时间点,总计 118 个样,1 个样 1 个花蕾,变异样品 9 个,正常样品 9 个。写上标签,用锡箔纸包裹,置于 -80℃液氮中保存,于 2017 年 8 月底,送至武汉进行样品转录组分析。

表 1 牡丹变异株与正常植株形态指标统计

Table 1 Statistics on morphological indexes of peony mutants and normal plants

类型 Types	冠幅(m) Crown width	长枝(m) long branch	茎粗(cm) stem diameter	短枝(m) short branch	茎粗(cm) stem diameter	花蕾数(个) number of flower buds	生长量(m) growth
正常株	2.00	1.80 ± 0.14bB	1.50 ± 0.34bA	0.80 ± 0.22aA	0.96 ± 0.16aA	11.50	0.39
变异株	2.32	2.20 ± 0.23aA	1.91 ± 0.22aA	0.80 ± 0.35aA	1.00 ± 0.21aA	15.00	0.35

注:2017-3-23 观察冠幅、标记的各五个长短枝长度、茎粗平均值,2107-04-13 统计标记长短枝得总花蕾数、2017-05-17 统计标记的长短枝生长量均枝。

表 2 不同时间采样情况
Table 2 Sampling at different times

采样时间 Sampling time	样品数 Number of samples	编号 Number	备注 Remarks
2017. 4. 18	6 个花蕾	变异株 2017-1-A、2017-1-B、2017-1-C	样品均装于 50 mL 离心管中
	(离心管未钻孔)	正常株 2017-1-D、2017-1-E、2017-1-F	
2017. 5. 10	6 个花蕾	变异株 2017-2-H、2017-2-I、2017-2-J	
	(离心管已钻孔)	正常株 2017-2-D、2017-1-E、2017-1-F	
2017. 6. 24	6 个种子	变异株 2017-3-A、2017-3-B、2017-3-C	
	(离心管已钻孔)	正常株 2017-3-D、2017-3-E、2017-3-F	

2.3.2 样本检测、文库构建和上机测序 对总 RNA 样本进行 1 % 的琼脂糖电泳检测 RNA 样品是否有降解以及杂质;凯奥 k5500 分光光度计检测样品纯度;安捷伦 2100RNA Nano 6000 Assay Kit (Agilent Technologies, CA, USA) 检测 RNA 样品的完整性和浓度。总 RNA 样本检测合格后,用带有 Oligo (dT) 的磁性富集 mRNA,向得到的 mRNA 中加入片段缓冲液使其片段成为短片段,在以片段后的 mRNA 为模板,用六碱基随机引物合成 cDNA 第 1 链,并加入缓冲液、dNTPS、RNaseH 和 DNA polymerase I 继续合成 cDNA 第 2 链,经过 QIAQUick PCR 试剂盒

纯化并加 EB 缓冲液洗脱。洗脱纯化后的双链 cDNA 再进行末端修复、加碱基 A、加测序接头处理,然后经琼脂糖凝胶电泳回收目的大小片段并进行 PCR 扩增,从而完成整个文库制备工作。

2.3.3 样本信息 项目共有 18 个样本用于分析,样本信息名称对应到检测时的名称如表 3 所示:

2.4 差异基因

2.4.1 差异基因的获取 从表中通过计算,可以得出 TEST01 和 CONTRIL01 差异基因总数 272 个、上调基因 200 个、下调基因 72 个;TEST02 和 CONTRIL02 差异基因总数 2526 个、上调基因 1403 个、下

表 3 18 个样本信息名称对应的检测名称
Table 3 The test name corresponding to the 18 sample information names

样品名称 Sample name	测试编号 Test number	样品描述 Sample description	分组 Grouping
2017-1-A	FT01	花蕾,变异株	TEST01
2017-1-A	FT02	花蕾,变异株	TEST01
2017-1-A	FT03	花蕾,变异株	TEST01
2017-1-A	FC01	花蕾,正常株	CONTRIL01
2017-1-A	FC02	花蕾,正常株	CONTRIL01
2017-1-A	FC03	花蕾,正常株	CONTRIL01
2017-1-A	FT04	花蕾,变异株	TEST02
2017-1-A	FT05	花蕾,变异株	TEST02
2017-1-A	FT06	花蕾,变异株	TEST02
2017-1-A	FC04	花蕾,正常株	CONTRIL02
2017-1-A	FC05	花蕾,正常株	CONTRIL02
2017-1-A	FC06	花蕾,正常株	CONTRIL02
2017-1-A	ST01	种子,变异株	TEST03
2017-1-A	ST02	种子,变异株	TEST03
2017-1-A	ST03	种子,变异株	TEST03
2017-1-A	SC01	种子,正常株	CONTRIL03
2017-1-A	SC02	种子,正常株	CONTRIL03
2017-1-A	SC03	种子,正常株	CONTRIL03

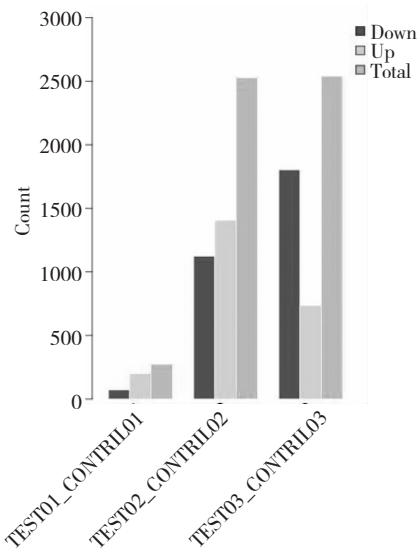


图 1 本本差异基因

调基因 1123 个;TEST03 和 CONTRIL03 差异基因总数 2539 个、上调基因 736 个下调基因 1803 个。

2.4.2 差异表达基因韦恩图 通过比较处理组和参考组,对不同组别之间的差异表达基因作韦恩图,如下:3 个组合加起来共有不重复基因 4709 个,3 个组合互不重合基因 4694 个,3 个组合共同重合的基

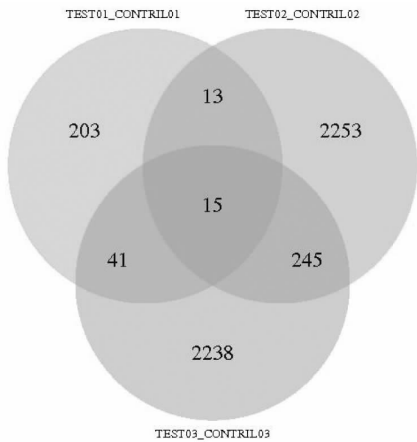


图 2 差异基因韦恩图

因有 15 个。这 15 个差异基因的部分基因可能是导致大花黄牡丹雄蕊瓣化的基因。

2.4.3 GO 分析 TEST01-CONTRIL01、TEST02-CONTRIL02、TEST03-CONTRIL03 3 个组合差异基因将从生物过程 (biological process)、细胞组成 (cellular component) 和分子功能 (Molecular Function) 3 个部分。基因或蛋白质通过 ID 对应或者序列注释的方法找到与之对应的 GO 编号,而 GO 编号可用于对应到 Term,即功能类别或者细胞定位。

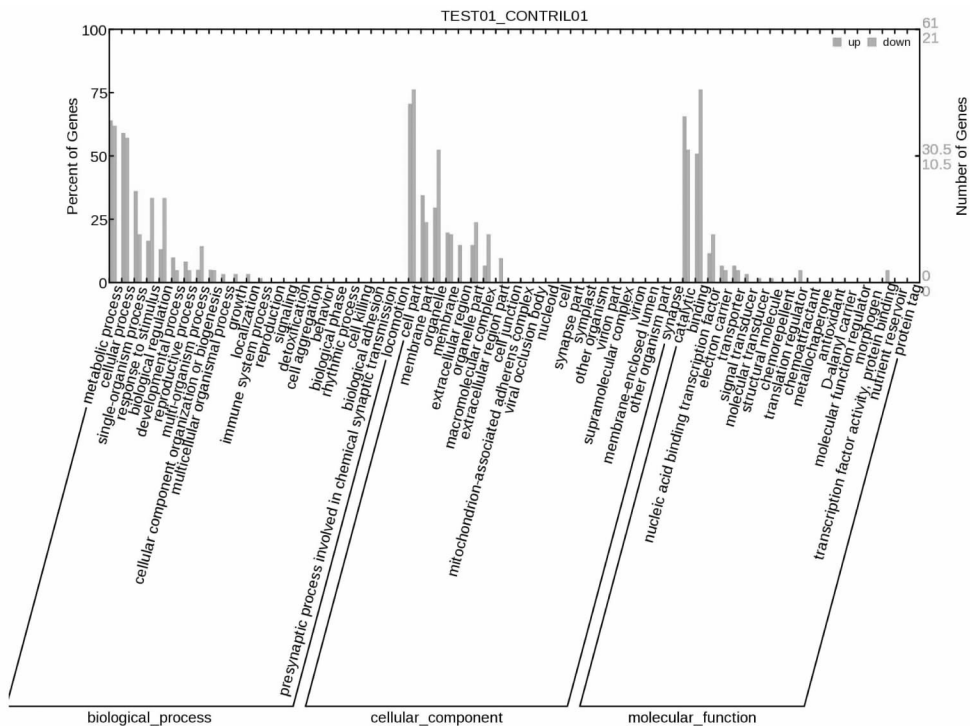


图 3 GO 分析样本 1

利用 Blas2GO,计算每个 Term 的基因数目。并根据结果绘制柱形图,结果如下:

TEST01-CONTRIL01 组合差异基因被定位到了生物过程 (biological process) 中代谢过程 (Metabolic process) 参与基因 52 个;细胞过程 (Cellular

process) 参与基因 48 个;单一生物体过程 (Single-organism process) 参与基因 32 个;刺激反应 (Response to stimulus) 参与基因 17 个;生物调节 (Biological regulation) 参与基因 15 个;发展过程 (Developmental process) 参与基因 7 个;复制过程 (Repro-

ductive process) 参与基因 6 个;多微生物过程 (Multi-organism process) 参与基因 6 个;细胞组成的组织或生物起源 (Cellular component organization or biogenesis) 参与基因 6 个;多细胞有机体过程 (Multicellular organismal process) 参与基因 2 个;生长 (Growth) 参与基因 2 个;定位 (Localization) 参与基因 2 个;免疫系统过程 (Immune system process) 参与基因 1 个。细胞组成 (cellular component) 中细胞组分 (Cell part) 参与基因 59 个;细胞膜组分 (Membrane part) 参与基因 26;细胞器官 (Organelle) 参与基因 29;细胞膜 (Membrane) 参与基因 16 个;细胞外区域 (Extracellular region) 参与基因 9 个;细胞器官组分 (Organelle part) 参与基因 9 个;复杂的大分子

(Macromolecular complex) 参与基因 8 个;细胞外区组分 (Extracellular region part) 参与基因 2 个。分子功能 (Molecular Function) 中催化作用 (Catalytic) 参与基因 51;粘合物 (Binding) 参与基因 47 个;核转录因子和绑定 (Nucleic acid binding transcription factor) 参与基因 11 个;选择载体 (Electron carrier) 参与基因 5 个;运输 (Transporter) 参与基因 5 个;信号转换器 (Signal transducer) 参与基因 2 个;分子传感器 (Molecular transducer) 参与基因 1 个;分子结构 (Structural molecule) 参与基因 1 个;翻译机构 (Translation regulator) 参与基因 1 个;转录因子活性,蛋白质绑定 (Transcription factor activity, protein binding) 参与基因 1 个。

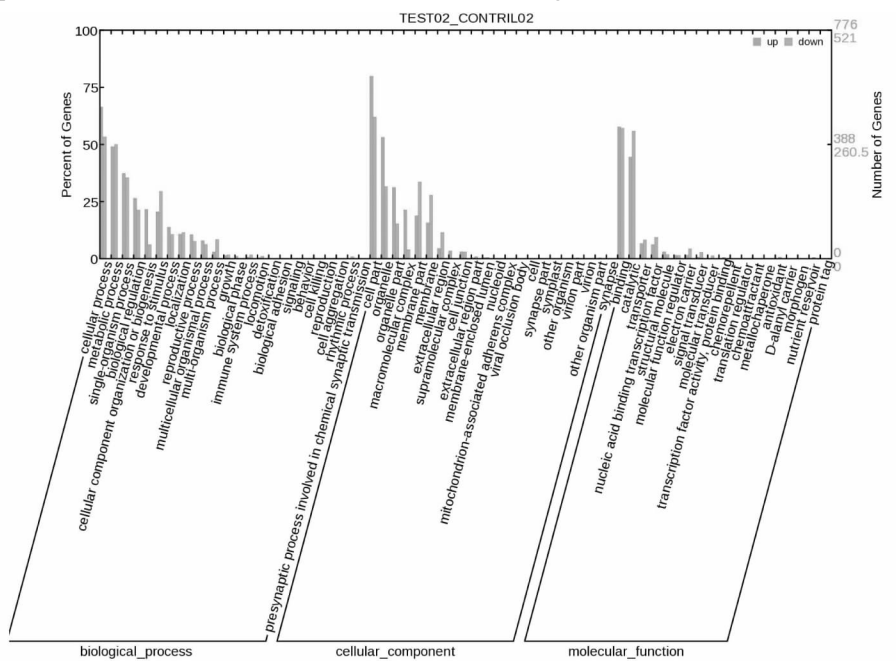


图 4 GO 分析样本 2

TEST02-CONTRIL02 组合差异基因被定位到了生物过程 (biological process) 中细胞过程 (Cellular process) 参与基因 793 个;代谢过程 (Metabolic process) 参与基因 642 个;单一生物体过程 (Single-organism process) 参与基因 475 个;生物调节 (Biological regulation) 参与基因 317 个;细胞组成的组织或生物起源 (Cellular component organization or biogenesis) 参与基因 199 个;刺激反应 (Response to stimulus) 参与基因 314 个;发展过程 (Developmental process) 参与基因 226 个;定位 (Localization) 上下调基因 144 个;复制过程 (Reproductive process) 参与基因 122 个;多细胞有机体过程 (Multicellular organismal process) 参与基因 95 个;多微生物过程 (Multi-organism process) 上下调基因 67 个;生长 (Growth) 参与基因 20 个;生物阶段 (Biological phase) 参与基

因 9 个;免疫系统过程 (Immune system process) 参与基因 15 个;生长运转 (Locomotion) 参与基因 10 个;解毒作用 (Detoxification) 参与基因 2 个;生物附着 (Biological adhesion) 参与基因 2 个;信号 (Signaling) 参与基因 1 个;反应 (Behavior) 参与基因 1 个;细胞杀伤功能 (Cell killing) 参与基因 1 个。细胞组成 (cellular component) 中细胞组分 (Cell part) 参与基因 943 个;细胞器官 (Organelle) 参与基因 577 个;细胞器官组分 (Organelle part) 参与基因 322 个;复杂的大分子 (Macromolecular complex) 参与基因 187;细胞膜组分 (Membrane part) 参与基因 321 个;细胞膜 (Membrane) 参与基因 167 个;细胞外区域 (Extracellular region) 参与基因 95 个;复杂的超分子 (Supramolecular complex) 参与基因 27 个;细胞接合 (Cell junction) 参与基因 40 个;细胞外区域 (Extra-

cellular region part) 参与基因 9 个;关闭的膜腔 (Membrane-enclosed lumen) 参与基因 7 个;拟核 (Nucleoid) 参与基因 2 个;;病毒粒子部分 (Virion part) 参与基因 2 个;其他有机体的一部分 (Other organism part) 参与基因 2 个。分子功能 (Molecular Function) 中粘合物 (Binding) 参与基因 786 个;催化作用 (Catalytic) 参与基因 636 个;运输 (Transporter) 参与基因 95 个;核转录因子和绑定 (Nucleic acid binding transcription factor) 参与基因 97 个;分子结

构 (Structural molecule) 参与基因 34 个;分子功能监管机构 (Molecular function regulator) 参与基因 20 个;选择载体 (Electron carrier) 参与基因 35 个;信号转换器 (Signal transducer) 参与基因 21 个;分子传感器 (Molecular transducer) 参与基因 9 个;转录因子活性,蛋白质绑定 (Transcription factor activity, protein binding) 参与基因 4 个;抗氧化 (Antioxidant) 参与基因 4 个;抗氧化 (Nutrient reservoir) 参与基因 3 个。

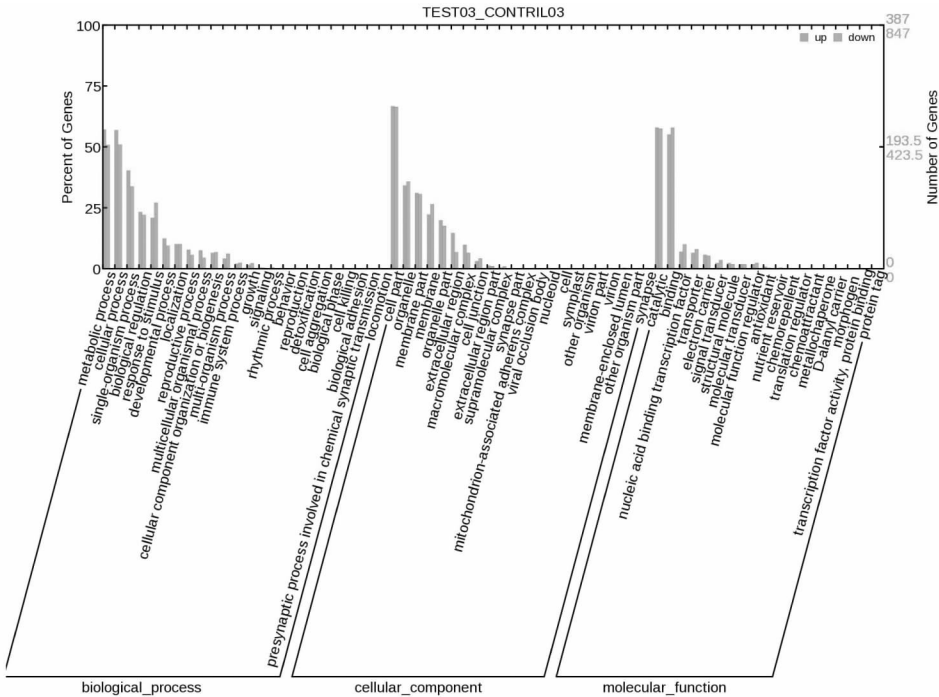


图 5 GO 分析样本 3

TEST03-CONTRIL03 组合差异基因被定位到了生物过程 (biological process) 中代谢过程 (Metabolic process) 参与基因 651 个;细胞过程 (Cellular process) 参与基因 652 个;单一生物体过程 (Single-organism process) 参与基因 424 个;生物调节 (Biological regulation) 参与基因 277 个; (Response to stimulus) 参与基因 311 个;刺激反应发展过程 (Developmental process) 参与基因 128 个;定位 (Localization) 参与基因 125 个;复制过程 (Reproductive process) 参与基因 78 个;多细胞有机体过程 (Multicellular organismal process) 参与基因 67 个;细胞组成的组织或生物起源 (Cellular component organization or biogenesis) 参与基因 83 个;多微生物过程 (Multi-organism process) 参与基因 68 个;免疫系统过程 (Immune system process) 参与基因 29 个;生长 (Growth) 参与基因 25 个;信号 (Signaling) 参与基因 5 个;有节奏的过程 (Rhythmic process) 参与基因 3

个;反应 (Behavior) 参与基因 3 个;复制 (Reproduction) 参与基因 1 个;生物附着 (Biological adhesion) 参与基因 2 个;生长运转 (Locomotion) 参与基因 2 个。细胞组成 (cellular component) 中细胞组分 (Cell part) 参与基因 820 个;细胞器官 (Organelle) 参与基因 435 个;细胞膜组分 (Membrane part) 参与基因 379 个;细胞膜 (Membrane) 参与基因 310 个;细胞器官组分 (Organelle part) 参与基因 226 个;细胞外区域 (Extracellular region) 参与基因 115 个;复杂大分子 (Macromolecular complex) 参与基因 93 个;细胞接合 (Cell junction) 参与基因 48 个;细胞外区域 (Extracellular region part) 参与基因 14 个;复杂的超分子 (Supramolecular complex) 参与基因 10 个;突触部分 (Synapse part) 参与基因 1 个;关闭的膜腔 (Membrane-enclosed lumen) 参与基因 3 个。分子功能 (Molecular Function) 中催化作用 (Catalytic) 参与基因 711 个;粘合物 (Binding) 参与基因 703 个;核转

录因子和绑定 (Nucleic acid binding transcription factor) 参与基因 115 个; 运输 (Transporter) 参与基因 93 个; 选择载体 (Electron carrier) 参与基因 67 个; 信号转换器 (Signal transducer) 参与基因 39 个; 分子结构 (Structural molecule) 参与基因 25 个; 分子传感器 (Molecular transducer) 参与基因 22 个; 分子功能监管机构 (Molecular function regulator) 参与基因 27 个; 氧化 (Antioxidant) 参与基因 6 个; 抗氧化 (Nutrient reservoir) 参与基因 5 个; 转录因子活性, 蛋白质绑定 (Transcription factor activity, protein binding) 参与基因 2 个。

2.4.4 KEGG 通路分析 KEGG (Kyoto Encyclopedia of genes and Genomes, 京都基因与基因组百科全书) 是基因组破译方面的数据库, 在给出染色体中一套完整基因的情况下, 它可以对蛋白质交互 (互动) 网络在各种各样的细胞活动中起的作用进行预测。为了方便查看 P_{ATHWAY} 在每个比较中的富集程度, 取所有样品的显著性 Map 的并集, 并根据 q 值做出分布图, 结果如下:

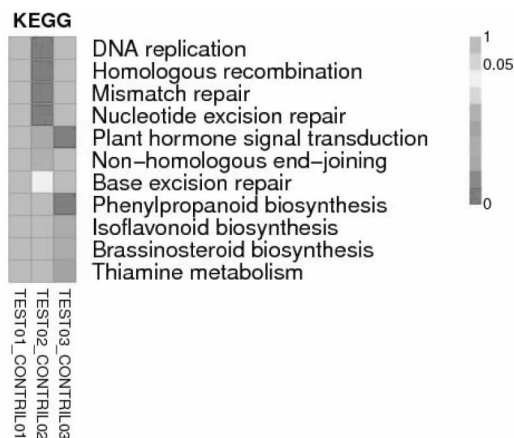


图 6 KEGG 通路分析

取所有样品富集的 GO 条目进行分析, 纵坐标为 GO 的条目, 横坐标为不同样品的名称, 不同的颜色, 代表不同的富集程度。通过图表可以看出, 3 个对照组合样品 P_{ATHWAY} 的富集程度显著性, 主要体现在 DNA replication (DNA 复制)、Homologous recombination (同源性重组)、Mismatch repair (错配修复)、Nucleotide excision repair (核苷酸切除修复)、Plant hormone signal transduction (植物荷尔蒙信号传导)、Non-homologous end-joining (非同源末端连接物)、Base excision repair (碱基切除修复)、Phenylpropanoid biosynthesis (苯丙素生物合成)、Isoflavonoid biosynthesis (异黄酮类生物合成)、Brassinosteroid biosynthesis (油菜类固醇生物合成)、Thiamine metabolism (硫胺素新陈代谢) 这 11 个代谢过程。

3 结 论

通过 GO 和 KEGG 通路分析, 将差异基因比对到不同的分子功能及代谢途径中, 发现两个基因调控的蛋白质和大花黄牡丹的雄蕊瓣化有关。参考 Hua Ling 等^[5] 关于油菜雄性不育和 Seonghoe Jang 等^[6] 关于水稻多花的研究。分别筛选得到 GDSL esterase/lipase At1g54790、Polygalacturonase-inhibiting protein 2 个基因参与大花黄牡丹的雄蕊瓣化。

4 讨 论

针对 Hua Ling 等人关于油菜雄性不育和 Seonghoe Jang 等人关于水稻多花的文章。油菜雄性不育代谢过程中的 GDSL esterase/lipase At1g54790 基因和大花黄牡丹雄蕊瓣化所调控的基因有相似之处。但是雄蕊的瓣化最终的结果就是不育。不育并一定就代表雄蕊瓣化, 这其中有许多基因的协同作用, 因而只能说油菜的不育和大花黄牡丹的雄蕊瓣化有着类似的基因注释的功能蛋白。水稻多花的代谢过程中基因不再叶片上表达, 该基因被干涉后导致水稻花器官数量改变, 包括雄蕊、外面的颖壳等。同时该基因表达影响多个花器官发育相关基因的改变。polygalacturonase proteing 基因可作为导致大花黄牡丹雄蕊瓣化的重点。

通过对 2 个相关基因的比较, Seonghoe Jang 等人关于水稻多花的文章中, 提出的 polygalacturonase proteing 基因, 是导致大花黄牡丹雄蕊瓣化的最有可能的基因, 接下来的工作, 找到大花黄牡丹中该基因进行验证, 确定它是否是导致大花黄牡丹雄蕊瓣化的基因。

参考文献:

- [1] Lockhart D J, Winzeler E A. Genomics, gene expression and DNA arrays [J]. Nature, 2000, 405 (6788): 827 - 836.
- [2] Costa V, Angelini C, De Feis I, Ciccodicola A. Uncovering the complexity of transcriptomes with RNA-Seq [J]. J Biomed Biotechnol, 2010, 853916.
- [3] Wang Z, Gerstein M, Snyder M. RNA-Seq: a revolutionary tool for transcriptomics [J]. Nat Rev Genet, 2009, 109 (1): 57 - 63.
- [4] 薛丽娜, 罗大庆. 大花黄牡丹物候期观测及其主要因子关系分析 [J]. 广东农业科学, 2014, 7: 44 - 45.
- [5] Hua Ling, Jingya Zhao, Kaijing Zuo. Isolation and Expression Analysis of a GDSL-like Lipase Gene from Brassica napus L [J].
- [6] Seonghoe Jang, BYongho Lee, Chanhong Kim. The OsFOR1 gene encodes a polygalacturonase-inhibiting protein (PGIP) that regulates floral organ number in rice. Kluwer Academic Publishers. printed in the Netherlands [J]. Plant Molecular Biology, 2003, 53: 357 - 361.